Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen

Von

HARTWIG KUNKEL

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn

Einleitung

Der Kot (= Honigtau) von Aphiden und ihren Verwandten spielt in der Ökologie vieler Insektengruppen eine bedeutende Rolle (Zoebelein 1956). Fast alle mitteleuropäischen Ameisenarten sind von diesem Kot obligat abhängig: Wo keine Pflanzenläuse siedeln, können auch die meisten Ameisenarten nicht leben. Wellenstein (1967) z. B. wies darauf hin, daß in einem europäischen Douglasien-Wald *Formica*-Arten nicht existieren können.

Vielfach sind die Ameisen dazu übergegangen, den Kot direkt von der Anusregion der Pflanzenläuse zu holen; mit diesem Verhalten sollte der Begriff „Trophobiose" definiert sein (Kloft 1959). So geht weder nennenswert Wasser verloren, noch haben die Mikroorganismen die Chance, den Tropfen als Substrat zu erobern. Für die Aphiden auf der anderen Seite ist ein Schutz gegen Räuber und Parasiten von Vorteil. Diese Vorstellung wird heute allgemein akzeptiert. Wenn auch der Wirkungsgrad sehr verschieden hoch liegen kann (u. a. Bänsch 1964), dürfte hier die Selektion ansetzen, welche die Aphiden zur Trophobiose geführt hat. Eine zweite Hypothese, daß nämlich die Ameisen „nützlich" für die Entfernung des Kotes seien (Darwin 1872), ist schwerer zu beweisen, da andererseits viele Pflanzenläuse durch Änderung ihres Kotabgabe-Verhaltens gerade in diesem Zusammenhang erst in eine Abhängigkeit zu den Ameisen gelangten (s. u.).

In einer vorhergehenden Arbeit (Kunkel 1972) sind die drei bei den Aphidina bekannten Modi des Kotens geschildert worden.

Morphologische Veränderungen im Zusammenhang mit der Trophobiose

Das Bestreben der Aphiden muß es sein, den Ameisen den Kottropfen leicht zugänglich zu präsentieren, ohne selbst in die verstärkte Gefahr zu kommen, sich mit dem klebrigen Saft zu verschmieren. Ohne Anspruch

auf Vollständigkeit zu erheben, sollen hierzu einige morphologische Merkmale, die Veränderungen gegenüber nicht in Trophobiose lebenden Aphiden aufweisen, vorgebracht werden.

1. *Verlust der Wachsfädenproduktion*

Ein Zusammenhang zwischen dem Verschwinden der Wachsdrüsen und der Trophobiose dürfte nur bei den Pemphigidae zu suchen sein, einer Gruppe, bei der der Kot sonst von Wachsfäden aufgefangen wird. Der Verlust bei anderen Familien läßt sich anders erklären (Kunkel 1972). Unter den Pemphigiden sind einige wenige Arten aus der ökologischen Gruppe der Wurzelläuse davon betroffen. Zwölfer (1957/58) führt für Mitteleuropa 10 Species auf. Die weitgehende Einstellung der Wachsfädenproduktion bringt die Wurzelläuse in eine Abhängigkeit von den Ameisen, die aber niemals vollständig ist. Wachsfäden allein scheinen andererseits die Ameise nicht daran zu hindern, eine Trophobiosebeziehung aufzunehmen. So konnte ich bei dem an der Rinde der Esche siedelnden *Prociphilus fraxini* (Htg.) *Lasius niger* L., wiederholt *Leptothorax*-Arten (*L. tuberum* Fabr. u. a.) und vor allem *Myrmica sulcinodis* Nyl. beobachten. Letztere standen radial um die kleinen *Prociphilus*-Kolonien herum, kletterten auch über diese mit Wachsfäden bedeckten Gruppen hinweg, wobei vereinzelt die Ameisen von Wachsfäden umhüllt wurden. Das stärkste Interesse schienen allerdings die Pemphigiden am Kolonierand zu erwecken, bei denen offenbar die Wachsfäden am Anus weggeräumt worden waren.

2. *Vermehrung der Körperbehaarung*

a) Rumpf

Ursprünglich sind dorsal 6 Haarreihen, in gleicher Anordnung wie die dorsalen Wachsdrüsen, anzunehmen. Bei den meisten Aphiden im engeren Zusammenleben mit Ameisen wird die Behaarung vermehrt und verstärkt, möglicherweise um eine Kotverschmierung am Körper herabzusetzen. Vielleicht wirken noch andere Faktoren, die z. B. beim Erobern der Baumrinde als neues Siedlungsgebiet auftraten, in die gleiche Richtung. Der Annahme Börners (1952) und Quednaus (1954), daß die ungeordnete, vermehrte Behaarung bei den Aphiden ursprünglich sei, kann ich mich nicht anschließen.

b) Perianale Behaarung

Mit der Körperbehaarung (selten auch unabhängig davon, s. Zwölfer 1957/58), vermehren sich die Haare um den Anus, was für die Abnahme des Kottropfens direkt vom Aphidenkörper von Vorteil ist. Die eng mit

Ameisen zusammenlebenden Aphiden heben beim Koten ihr Abdomen seltener oder überhaupt nicht mehr. Bei den entsprechenden Pemphigiden wird der Kot nicht mehr von Wachsfäden gehalten. So muß der Tropfen sehr viel stärker gestützt werden. Die perianalen Haare bilden hier in einer deutlichen Weise ein korbartiges Gebilde (Mordvilko 1907; Borstenkörbchen nach Schmidt 1952; Haarkranz nach Zwölfer 1957/58). Schmidt spricht sogar von einem Trophobioseorgan. Ich möchte hier betonen, daß es sich um eine Vermehrung der auch schon für Aphiden, die niemals in Trophobiosebeziehung stehen, wichtigen perianalen Haare handelt.

c) Tibienbehaarung

Bei enger Bindung an Ameisen kann aus weiter unten erörterten Gründen die Förderung der dorsalen Tibienhaare (Kunkel 1972) rückgängig gemacht werden. Als nachfolgende Stufe vermehrt sich die Anzahl der Tibienhaare insgesamt; sie werden z. T. auch verstärkt. In Familien mit ursprünglich 6 Haarreihen der Tibien wird die Reihung unkenntlich. Die sog. Rastralborsten (nach Börner und Heinze 1957: laterale Reihe kurzer, rechtwinklig abstehender Haare an der Hinterseite der Hintertibien) verlieren bei diesen Vorgängen ebenfalls ihre Spezialisierung. Auch hier muß ich also im Gegensatz z. B. zu Börner einen Verlust des Ordnungsmusters und der Spezialisierung annehmen. Zu diesem Ergebnis komme ich vor allem durch Untersuchungen an den Lachniden, deren Arten in unterschiedlichen Stufen der Trophobiose stehen.

3. *Reduzierung der Siphonen* (s. auch Mordvilko 1907)

Primär wandelt sich die Röhrchenform der Siphonen höherer Familien zu festsitzenden Kegeln. Bei noch engerer Bindung an Ameisen können sie über weitere Reduktionsformen, wie die durchaus noch funktionsfähigen Poren, völlig verlorengehen. Ihre Verteidigungsfunktion übernehmen die Ameisen.

4. *Reduzierung der Cauda*

Die „Knöpfchencauda" und die „zungenförmige Cauda" der Adulten weicht zugunsten einer larvalen, schmalen und ± halbkreisförmigen Cauda. Ursprünglich sollte sie wohl bei aufgerichtetem Abdomen das Dorsum vor einem eventuell abrollenden Kottropfen schützen (Kunkel 1972). In enger Trophobiosebeziehung bleibt das Abdomen beim Koten überwiegend unten, worauf später noch einmal hingewiesen wird.

Mordvilko (1907) äußerte die wohl sehr gewagte Hypothese, daß im entgegengesetzten Fall die extrem lange Cauda vieler Aphididae entwikkelt worden sei, um Ameisen abzuwehren.

5. *Deformation der Flügel durch Ameisen*

Die aufgeführten morphologischen Veränderungen dienen überwiegend dem leichteren Zugang zum Kottropfen. Zu diesem Ziel führt ebenfalls ein interessantes Verhalten der Ameisen gegenüber alaten Aphiden. Ihre Flügel bedecken dachförmig den Hinterleib und ragen beträchtlich über das Hinterleibsende hinaus, so daß das Prinzip, den Kottropfen schnell und sicher übergeben zu können, nicht gewährleistet ist. Im allgemeinen vernachlässigen die Ameisen Geflügelte. Wenn aber die Anzahl der Aphiden zu jener der Ameisen gering ist, können die Flügel kurz über der Wurzel abgebissen werden. Mordvilko (1907, er erwähnt auch andere Autoren) und Zwölfer (1957) zählen Anoeciiden- und Traminen-Species auf, ebenso die Aphidide *Anuraphis farfarae* (Koch), alle zur ökologischen Gruppe der Wurzelläuse gehörend.

Auf eine andere Art kam *Formica lugubris* Zett. bei der Rindenlachnide *Cinara „piceicola* Chol." (= *Cinaropsis-cistata-* und *C.-viridescens*-Komplex sensu Börner, Kl. Arber, Bayer. Wald) zum Ziel. Ihre Flügel wurden durch Bisse so bearbeitet, daß das Abdomenende mit dem Kottropfen zugänglich war. Entweder werden die dachförmig über das Abdomen gehaltenen Flügel abgeflacht, oder der über den Hinterleib hinausragende Teil wird gestaucht und umgeklappt (Abb. 1). Flügeldeformationen durch Ameisen fand ich auch in einigen Kolonien der *Symydobius oblongus* (v. Heyd.).

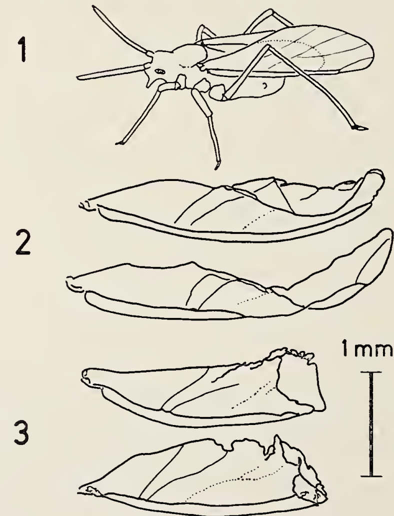


Abb. 1. Die Vorderflügel der Rindenlachnide *Cinara „piceicola* Chol." sind von *Formica lugubris* Zett. durch Bisse bearbeitet worden. (1) Schematische halbschräge Aufsicht auf die Lachnide zeigt, wie der Anus am Körperende verdeckt wird. Hinterflügel (punktiert) schimmern hindurch. (2) Die Vorderflügel sind abgeflacht. (3) Die Vorderflügel sind in ihrem über den Körper hinausragenden Teil gestaucht worden. Maßstab gilt für (2) u. (3).

Veränderung der Kotabgabebereitschaft

Um die Kotabgabe der Aphiden mit der Bereitschaft der Ameisen, den Kottropfen aufzunehmen, zu koordinieren, muß zwischen beiden Insektenarten ein gewisser Grad an Kommunikation herrschen. So können die Aphiden durch das Kotvorspiel (Abdomenaufrichten, Pendeln der Beine) ihre Kotabgabebereitschaft signalisieren. Extremer in Trophobiose lebende Aphiden reduzieren allerdings häufig dieses Vorspiel bis auf eine leichte Unruhe, wie schwache Antennenbewegungen (s. u.). Wahrscheinlich werden die Ameisen auch durch das wiederholte Ausscheiden und Wiedereinziehen des Kottropfens aufmerksam. Jenes Verhalten ist bei den Aphiden weitverbreitet (Kunkel 1972). Es kann sich mit einer Frequenz von etwa 2 Hz minutenlang (bei *Anoecia* sp. auf *Cornus sanguinea* teilweise über 5 min) hinziehen. Eine Ameise unterbricht dann durch Kontakt mit ihren Antennen (oder auch Maxillarpalpen) den normalen Verhaltensablauf des Kotens. Das Signalisieren der Kotabgabebereitschaft scheint vor allem in denjenigen Kolonien wichtig zu sein, in denen das Verhältnis: Anzahl der Aphiden zu Anzahl der Ameisen sehr groß ist (Tab. 1). Hier halten die Aphiden den Kot zurück, wenn er nicht gleich abgeholt wird.

Tabelle 1. Verhaltensweisen bei Ameisen und Aphiden auf der Pflanze in den beiden extremen Fällen der Zahlenrelation zueinander

Aphiden übertreffen die Ameisen weit an Zahl	Zahlenrelation Aphiden zu Ameisen geht gegen 1
Ameisen	Ameisen
Tendenz, an einem Ort zu sitzen, nur leichte Antennen- (oder Maxillarpalpen-)Bewegung. Reagieren (wohl optisch) nur auf „Anbieten" der Aphiden mit Hinzueilen, kurzem Betasten und Abnahme des Kottropfens.	Laufen in der Kolonie umher und betasten häufig und intensiv die Aphiden mit Antennen (oder Maxillarpalpen).
Aphiden	Aphiden
1. Halten den Kot zurück, je nach Species verschieden lang.	1. Geben den Kot u. U. „vorzeitig" ab.
2. Viele Species reagieren bei geringem mechanischem Reiz mit Kotabgabe. Manche zeigen „Anbiete"-verhalten (Hochheben des Abdomens, Hinterbeinbewegungen, Kot wird ein- und ausgestoßen). Unruhe.	2. Wehren heftig in ihrer unspezifischen Abwehrreaktion ab.
3. Unruhe endet in Abschleudern, Abspritzen oder Abscheiden des Kotes. U. U. Abwandern der Tiere.	3. Ursprüngliches Kotabgabe-Verhalten (z. B. Hochheben des Abdomens) tritt z. T. nicht in Erscheinung.

Im entgegengesetzten Fall scheiden sie vorzeitig ein kleineres Volumen ab, wenn eine Ameise Kontakt mit ihnen aufnimmt. Der Reiz von seiten der Ameisen muß sehr spezifisch sein, denn er ist bei vielen Aphiden nicht durch einen anderen mechanischen Reiz zu simulieren. So gelang es etwa Darwin (1872) nicht, seine von Ameisen besuchte Blattlaus auf Sauerampfer mit einem Haar zum Koten zu veranlassen. Bei *Aphis fabae* Scop. mißlang es mir. Einen Erfolg hatte ich aber bei einer Reihe von Aphiden, die enger und spezialisierter in Trophobiose leben. Folgende Arten ließen sich in vielen Fällen und häufig auch mehrere Male hintereinander zum Koten provozieren: *Prociphilus fraxini* (Htg.), *Anoecia* spec. an *Cornus sanguinea, Glyphina schrankiana* Börn., *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) und viele Lachniden (Cinarini Börn.). Der Kontakt läßt sich also bei diesen Species durch einen zarten mechanischen Reiz, etwa mit einem Grashalm, nachahmen. Ein letzter Tropfen am Anus wird meistens wiederholt wieder eingezogen, falls er nicht entfernt wird.

Die große Bereitschaft, Kot abzugeben, deutet auf eine zwischenartliche Funktion hin. Dies wird auch durch Untersuchungen an Wurzelläusen mit besonders enger Bindung an Ameisen (*Lasius flavus* [Fabr.], *L. umbratus* Nyl., *Tetramorium caespitum* [L.]) bestätigt. Jene geben auf mechanischen Reiz sogar dann einen Kottropfen ab, wenn sie frei umherlaufen. Für Aphiden ist dieses Verhalten ungewöhnlich.

Sonst koten außerhalb der Freßphase alle bisher daraufhin untersuchten Aphididen nur noch in einer Situation: Stört man sie oder entfernt sie gewaltsam von der Wirtspflanze, so halten die meisten Individuen innerhalb eines Zeitraumes von etwa 5 min im Weglaufen ein, richten ihr Abdomen nur wenig auf und geben Kot ab. Auf stärkerem Reiz (Pressen mit einer Pinzette, Erwachen aus einer Äthernarkose) kann neben Siphonenexudat auch ein Kottropfen ausgeschieden werden.

Sehr bereitwillig auf schwachen Reiz hin geben dagegen Wurzelläuse in spezialisierter Trophobiose ihren Kot ab. Sie leben im Winter häufig unabhängig von ihrer Wirtspflanze im Ameisennest. Zu ihnen gehören die Pemphigiden *Forda formicaria* v. Heyd., *F. marginata* (Koch), *Geoica utricularia* (Mordv.), *Smynthurodes betae* Westw. und *Paracletus cimiciformis* v. Heyd. Letztere gibt nach meinen Beobachtungen bei aufeinanderfolgenden Reizen bis zu 5 recht ansehnliche Tropfen ab, obwohl sie frei im Nest umherläuft (s. dagegen Zwölfer 1957/58). Zur Gruppe gehören weiterhin die Tramini Börn (Lachnidae), wie z. B. *Trama troglodytes* v. Heyd. Offenbar hat das Koten zumindest bei den frei umherlaufenden Wurzelläusen in enger Bindung an Ameisen einen Platz im Abwehr-Fluchtsystem gegenüber ihren Partnern eingenommen. Auch andere myrmekophile Insekten bieten in bestimmten Situationen bei einer Begegnung den Ameisen einen (nicht unbedingt zuckerhaltigen) Flüssigkeitstropfen an. Herzig

(1938) konnte durch einen Honigtropfen auf dem Abdomen veranlassen, daß Dipteren von *L. niger* ähnlich wie eine Aphide behandelt wurden. Erst längere Zeit nach Aufnahme des Tropfens und fortdauerndem Betrillern stimmten die Ameisen wieder auf räuberisches Verhalten um.

Veränderungen im Kotabgabeverhalten

Im Zusammenleben mit Ameisen verändert sich nicht nur die Kotabgabebereitschaft, sondern auch das sie begleitende Verhalten. Es besteht die Tendenz, seine Komponenten zu vereinfachen, so daß am Ende nur noch ein Austreten des Kottropfens aus dem Anus zu beobachten ist. In diesem Falle können die Ameisen leichter den Kottropfen abnehmen (Tab. 2, I). Die Vereinfachung des Kotabgabeverhaltens kann modifikatorisch beeinflußt sein, und ist dann z. T. abhängig von dem Zahlenverhältnis Aphiden zu Ameisen (Tab. 1). Die in diesem Fall weniger eng in Trophobiose ste-

Tabelle 2. Stufen der Verhaltensänderungen bei der Kotabgabe

I. Larven der Aphidina „Aphidoidea"

Verhalten	Beispiele
0. Kottropfen wird mit einem Hinterbein weggeschleudert. Das Abdomenende ist dabei erhoben.	Verbreitung s. Kunkel (1972) Tab. 2
1. Ohne Kontakt der Ameisen wie oben (0.); sonst unterbleibt ein Abschleudern mit Hinterbeinen, auch wird das Abdomen in diesem Fall nur z. T. erhoben.	Vertreter aus der Familie Thelaxidae, Chaitophoridae, Lachnidae (selten), Callaphididae und Aphididae.
2. Ohne Kontakt mit Ameisen wird der Kottropfen mit dem Hinterbein vom Anus genommen und auf den Boden gelegt.	*Anuraphis subterranea* Walk. (n. Broadbent, 1951)
3. In Abwesenheit der Ameisen spritzen die Larven den Kottropfen wie die Adulten ab (verändertes Verhalten). Sind die Ameisen anwesend, so wird das Abdomen selten erhoben.	? Anoeciidae (möglicherweise primäres Verhalten); die überwiegende Anzahl der Lachnidae; *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) (Callaphi*didae)* mit Einschränkung (s. Text).
4. Der Kottropfen wird in allen Stadien (? Alate) am Anus behalten, das Abdomen wird nie mehr erhoben.	n. Mordvilko, 1907: *Stomaphis* sp. und Traminae-Arten (Lachnidae); *Anuraphis farfarae* (Koch) (Aphididae).

henden Aphiden kehren nach Fernhalten der Ameisen sehr schnell zu ihrem ursprünglichen Verhalten zurück (Banks 1958, Banks und Nixon 1958).

Die Birkenrindenzierlaus *Symydobius oblongus* (v. Heyd.) lebt nur mit Ameisen zusammen [u. a. *Formica* sp., *Camponotus ligniperda* (Latr.), *Lasius niger* (L.), *Myrmica laevinodis* (Nyl.)]. Hält man diese experimentell ab, so gehen die Kolonien innerhalb von 1—2 Tagen ein. Zuerst wird der Kot zurückgehalten. Nach einer Pause werden die Aphiden unruhig. Sie reagieren nun sehr individuell. Manche heben ihren Körper senkrecht hoch, worauf sie bei Ameisenbesuch meistens verzichten; die Larven pendeln mit den Hinterbeinen. Rhythmische Bewegungen der Analklappen sind zu erkennen, teilweise tritt ein Kottropfen ein und aus. Dann wird der Tropfen ausgeschieden, aber häufig nicht abgeschleudert bzw. abgespritzt: Die Endhandlung ist ausgefallen. Die Aphiden setzen ihren Körper wieder in Normallage zurück; der Kottropfen verschmiert entweder die Rinde oder rollt über das Abdomen und verschmiert die Laus oder ihre Nachbarinnen. Innerhalb kurzer Zeit kleben manche Individuen an den Birkenästchen fest, vor allem dann, wenn man auch die Fliegen forthält, die z. T. die Funktion der Ameisen übernehmen. Je nach Population geht allerdings auch der größere Teil der jungen Larven dazu über, den Kot abzuschleudern, während ältere Larvenstadien wie die Adulten abspritzen. Insgesamt wächst in der unruhigen Kolonie das Bestreben, abzuwandern.

Wir finden also bei *S. oblongus* drei verschiedene Weisen zu koten:

1. Der Kot wird am Anus behalten (verschmiert, weil er nicht von Wachsfäden umgeben wird). 2. Kotabspritzen. 3. Kotabschleudern. Es sind die drei Möglichkeiten, die bei den Aphidina überhaupt verwirklicht sind (Kunkel 1972). Dabei dürfte der Kottropfen am Anus phylogenetisch der älteste Modus innerhalb dieser Unterordnung sein; er zeigt bei den in Trophobiose stehenden Aphiden jüngerer Familien die weitestgehende Anpassung bzw. Veränderung an.

Ist sie bei der Callaphidide teilweise modifikatorisch, so scheint die Verhaltensänderung bei Lachniden unter Einfluß von Ameisen vor allem genetisch bedingt zu sein. Bei Arten mit engerem Kontakt verlieren hier die Larven auch in Abwesenheit der Ameisen das caenogenetische (d. h. nur für die Jugendphase entwickelte) Verhalten den Kottropfen abzuschleudern, sie sind sozusagen auf die Stufe des Abspritzens zurückgefallen. Dies geschieht schon innerhalb der Cinarini Börner. Larven von *Cinara* spec. auf *Pinus silvestris* [wahrscheinlich *Cinara pini* (L.) und *C. pectinatae* (Nördl.)] z. B. schleudern nach meinen Beobachtungen den Kot ab, viele andere *Cinara-Arten* (z. B. *C. pilicornis* [Htg.] und *C. cistata* et *viridescens* sensu Börner) spritzen ihn ab. Damit geht ein Abbau der Ausbil-

dung besonders langer dorsaler Tibienhaare (als Instrument zum Abschleudern) innerhalb der Cinarini Börn. nicht immer streng konform. Auf der einen Seite stehen Arten wie *C. pectinatae* mit deutlich verlängerten Haaren auch bei den Adulten, auf der anderen Seite etwa *Laricaria kochiana* Börn., deren Tibienhaare ringsherum ungefähr gleich lang sind. Dazwischen stehen Arten, die eine nicht so ausgeprägte Förderung dorsaler Tibienhaare aufweisen, wobei dies von Population zu Population noch schwanken kann. Innerhalb der Lachniden wird auch die „primitivste" Stufe des Kotens erreicht: Die *Stomaphis*-Species und (konvergent) die Traminen behalten den Kot am Anus (Mordvilko 1907). Sie zeigen zudem in morphologischen Merkmalen und in ihrem Abwehrverhalten die stärksten Veränderungen gegenüber verwandten Lachniden, die nicht oder nicht so eng so ein Trophobioseverhältnis zu Ameisen haben. Die Rückbildung des Kotverhaltens führt zur völligen Abhängigkeit von ihrem Partner.

Nach den oben aufgeführten Befunden wäre zu diskutieren, ob die Larven der Anoeciidae primär oder sekundär (unter Einfluß von Ameisen) abspritzen. Alle Arten dieser Familie leben in Trophobiose, allerdings einige nur zeitweise und weniger spezialisiert.

Im Zusammenhang mit diesem Kapitel sei darauf hingewiesen, daß es bei den verwandten Coccina ebenfalls zur stufenweisen Veränderung des Kotverhaltens unter Einfluß von Ameisen gekommen ist (Tab. 2, II).

Anhang zur Tabelle 2. Stufen der Verhaltensänderung bei der Kotabgabe

II. Coccina: adulte Weibchen

Verhalten	Beispiele
0. Sprühen den Kot mit der Rektalmuskularis weit weg. Auch im Zwangsversuch keine Trophobiosebeziehungen.	Ursprüngliches Verhalten. Bei allen Familien mit Systembibitoren (s. Kunkel 1967) zu beobachten.
1. Sprühen bei Kontakt mit Ameisen den Kot in feinem Strahl auf deren Labium.	Pseudococcidae: *Pseudococcus maritinus* Ehrh., *Ripersia* sp. *Rhodania porifera* Goux. Coccidae: *Lecanopsis formicarum* Newstead.
2. Scheiden bei Kontakt ganze Tropfen ab, den sie sonst wegsprühen würden (allerdings nicht sehr weit).	Pseudococcidae: *Pseudococcus brevipes* (n. Gray, 1952). In Mitteleuropa eine Reihe von Spezies (Schmutterer 1952)
3. Schildläuse (in älteren Stadien) geben mit und ohne Kontakt mit Ameisen Kot ab, der am Anus hängenbleibt.	Coccidae: *Physokermes* sp. *Eulecanium coryli* (L.), *Sphaerolecanium prunastri* (Fonsc.). Kermococcidae: *Kermes quercus* (L.).

Abwehrverhalten und Ameisenbesuch

Aphiden jüngerer Familien heben, während sie auf der Wirtspflanze siedeln, ihr Abdomen und ihre Hinterbeine aus zwei Anlässen: 1. beim Koten und 2. beim unspezifischen Abwehren (Kunkel 1972). In beiden Fällen werden die Hinterbeine bewegt (gleichfalls die Antennen). Nicht selten berühren Ameisen mit ihren Antennen (oder Maxillarpalpen) die erhobenen und wedelnden Aphiden-Extremitäten, obwohl der Größenunterschied zwischen Ameise und Aphide beträchtlich sein kann. Nach Kloft (1959, 1960) übernehmen in einer solchen Situation die Hinterbeine die Rolle von Antennen. Weitergehende Hypothesen von ihm besagen, daß jenes Verhalten 1. beim Koordinieren der Kottropfenabgabe und -aufnahme (Vortäuschen eines Ameisenkopfes am Hinterleibsende) und 2. für den Schutz gegenüber den Ameisen (durch eine „Verständigung" mit ihnen) von Bedeutung sei. Das gegenseitige Antennenschlagen ist bei Insekten weit verbreitet und wird von anderen myrmecophilen Insekten im Kontakt mit Ameisen angewandt.

Kloft leitete das Verhalten der betreffenden Aphiden wohl mit Recht auf die bei ihnen weitverbreiteten Abwehrbewegungen zurück. Sie lassen sich durch schwache mechanische Reize bei Vertretern vieler „jüngerer" Familien herrufen (Kunkel 1972).

Die gegen Parasiten (Klingauf 1967) und Räuber mit Erfolg angewandten Abwehrbewegungen richten die siedelnden und nahrungsaufnehmenden Aphiden auch gegen eine neu auf die Kolonie stoßende Artgenossin. Jener gelingt es durch entsprechendes Schlagen mit ihren Antennen gegen die abwehrenden Hinterbeine, ihr Gegenüber zu beruhigen. Neben anderen Faktoren sorgt diese Kontaktaufnahme für ein Siedeln in gewisser Distanz. Selten dagegen tritt das intraspezifische Abwehren in dichten Kolonien bei übervölkerten Pflanzen auf („Gewöhnung", Beobachtungen u. a. bei *Pterocomma salicis* [L.], *S. oblongus* und *Megoura viciae* [Buckt.]).

Für die Entstehung des oben geschilderten Hinterbein-Antennen-Kontaktes kann man wohl vermuten, daß die Bewegungen der Aphiden in das soziale Reaktionsschema der Ameisen paßten (Kloft, 1959; Wickler, 1968). Doch scheinen andererseits die Ameisen, gegen die sich das Abwehren richtet, mit ihren Antennen die Aphiden zu beruhigen. Vielleicht würden jene beunruhigt abwandern, und es käme zu keiner Trophobiosebeziehung. Nach dieser Vorstellung hätte der Kontakt für die Ameisen selbst keine besondere Bedeutung. Sie holen ihren Honigtau ja auch bei Pflanzenläusen, die nicht jenes Abwehrverhalten zeigen (z. B. Coccina, Pemphigidae, Anoeciidae, Thelaxidae s. st.). Die Bewegungen hören zudem unterhalb von ca. 16° C auf, offenbar im Zusammenhang mit dem Aufhören der Suchaktivität von Parasiten. Ameisen sammeln den Honigtau auch bei tieferen Temperaturen. In einer von Ameisen belaufenen Aphidenkolonie

sieht man nebeneinander verschiedene Weisen und Abläufe des Kontaktes, die nicht leicht zu ordnen sind: Auf Berührungen mit der Ameisenantenne antworten die einen mit heftigen Abwehrbewegungen, viele andere reagieren überhaupt nicht.

Bewegungen beim Kotvorspiel können Ameisen aufmerksam machen, ein darauffolgender Kontakt unterbricht den normalen Ablauf des Kotens. Die Häufigkeit aller derartiger Kontakte hängt auch vom Zahlenverhältnis: Anzahl der Aphiden pro Anzahl futterholender Ameisen ab (Tab. 1). Steht das Zahlenverhältnis zugunsten der Ameisen, so findet ein Kontakt zwischen beiden Partnern in den meisten Fällen ohne Hinterbeinreaktion der Aphide statt. Anscheinend kann weitgehende Reduktion der Bewegungen ebenfalls ein Schutz gegenüber den Ameisen darstellen.

Dennoch dürfte die Hypothese von Kloft, daß Aphiden sich durch Abwehrbewegungen vor Ameisen schützen, weil sie hierdurch als ihresgleichen akzeptiert werden, als Teilaspekt durchaus richtig sein. Völlig offensichtlich wird diese Tatsache aber erst bei Aphiden, die besonders eng mit Ameisen zusammenleben. Sie lassen sich zu diesem Verhalten sehr leicht provozieren (Abb. 2). Dabei werden häufig nur noch die Hinterbeine erhoben, das Abdomen bleibt parallel zur Pflanzenoberfläche (u. a. viele Lachniden und die Callaphidide *S. oblongus*).

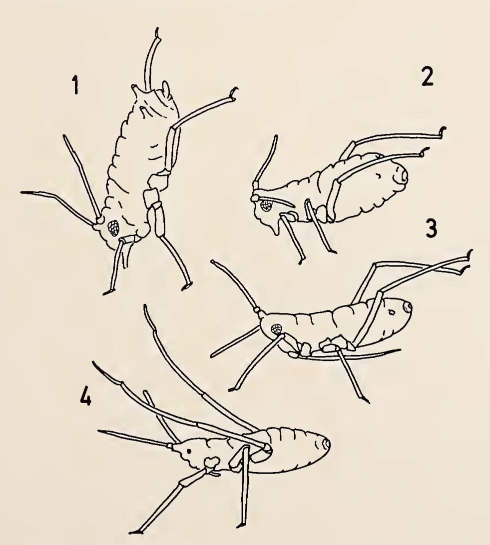


Abb. 2. Abwehrverhalten verschiedener Aphidenarten (in Klammern Beispiele) in vier Stufen der Ausbildung. (1) „Normales" Verhalten nahrungaufnehmender Aphiden jüngerer Familien mit Aufrichten des Körpers (*Aphis fabae* Scop.). (2) Die saugende Aphide wehrt ab, ohne den Körper wesentlich zu heben (*Cinara* sp). (3) Eine frei umherlaufende Aphide wehrt in gleicher Weise ab (*Schizodryobius longirostris* [Mordv.]). (4) Die Abwehr kann hier auch nach vorn gerichtet werden (*Trama troglodytes* v. Heyd.).

Vor allem für frei umherlaufende Aphiden scheint jenes Verhalten günstig zu sein. Begegnen sie einer Ameise, so versuchen Aphiden gemeinhin durch schnelles Wechseln der Zweigseite zu entkommen. *S. oblongus* verharrt z. T. auch völlig ruhig an einem Ort (Schutzstellung!). Bei *Schizodryobius longirostris* (Mordv.) konnte ich beobachten, daß sie sich in einer solchen Situation sofort umdreht, mit der begegnenden Ameise (*Formica polyctena* Först.) in Schlagabtausch (Hinterbeine-Antennen) gerät und offenbar akzeptiert wird. Eine weitere Bestätigung finden wir in der ökologischen Gruppe der Wurzelläuse. Bei einem Zusammenstoß von vorn (durch Reizung mit einem Pinsel zu simulieren) bewegen einige unter ihnen die Hinterbeine vertikal über Abdomen und Kopf und trommeln mit ihnen in Salven hoher Frequenz nach vorn. Die Antennen bewegen sich ebenfalls sehr schnell in einer Vertikalen. Das Abdomen bleibt in waagerechter Lage; die entscheidende Beinbewegung geschieht mit dem Coxa-Trochanter-Gelenk (Abb. 2, 4). Die Hinterbeine sind mehr zum Dorsum gerückt, ihre Tarsi sind verlängert. Bei freiem Umherlaufen werden sie häufig schon in Bereitschaft hochgehalten. Hierher gehören erstens die Traminen (Lachnidae). Auf ihr besonderes Abwehrverhalten (besser Beruhigungsverhalten) machte schon Donisthorpe (1927) aufmerksam. Mit anwachsendem mechanischen Reiz versuchen sie durch Reaktionen in folgender Reihe zu beruhigen: 1. Abwehrverhalten, 2. Koten, 3. Totstellreaktion. Seltsamerweise reagieren auch Pemphigiden (*Paracletus cimiformes* v. Heyd. und wahrscheinlich *Hemitrama bykovi* Mordv.) mit ähnlichem „Abwehr"-verhalten, obwohl es in der ursprünglichen, typischen Form bei dieser Familie nicht zu finden ist (Kunkel 1972). Andere Pemphigiden unter den Wurzelläusen antworten auf eine ähnliche Reizstärke mit einer Totstellreaktion. Sie läßt sich beinahe beliebig oft hintereinander erzielen. Dabei werden die an sich schon sehr kurzen Antennen und Extremitäten dicht an den Körper angelegt; den Rumpf durchlaufen Wellen, die durch abdominale Muskeln verursacht werden. In diesem Zustand erinnerten mich die Aphiden an Ameisenlarven. So wie diese wurden sie auch häufig transportiert.

Anscheinend müssen diejenigen Wurzelläuse, die eng mit Ameisen zusammenleben, verstärkt Verhaltensweisen aufweisen, die ebenfalls in das Inventar der Ameisen passen. Hierzu sei noch ein Vorversuch mitgeteilt. *M. viciae* wird niemals von Ameisen belaufen. Allerdings wird ihr (in Schälchen gebotener) Kot von *F. polyctena* aufgenommen. Das ist nicht selbstverständlich: Der Kot von *Eriosoma lanigerum* (Hausm.) wird z. B. nicht akzeptiert. In 6 Petri-Schalen wurden jeweils 12 Individuen dieser Art im letzten und im adulten Stadium mit 5 Ameisen zusammengesetzt. *F. polyctena* steht niemals in Beziehung zu typischen Wurzelläusen. Beide Insekten begegneten sich feindlich. Die Ameisen wurden von den Antennen- und Beinbewegungen beeindruckt und schreckten zeitweise zurück. Ihre mit geöffneten Mandibeln geführten Angriffe trafen selten direkt den

Körperrumpf, wobei dann Haemolymphe austreten konnte. Die Beine und Antennen sind das Ziel: Sie wurden gequetscht, geknickt und manchmal durchbissen. Flügel wurden durch Bisse verstümmelt. Die Totstellreaktion erschien nur beim ersten Zusammentreffen, später konnte sie nicht wieder ausgelöst werden. Bot ich nach Entfernen der Aphiden den gleichen Ameisen wieder Kot jener Aphiden, so zeigten sie Angriffsreaktionen und spritzten Ameisensäure auf ihn. Der zur selben Zeit gebotene Kot von *A. fabae* wurde dagegen aufgenommen.

Schlußbetrachtung

Die vorliegende Arbeit sollte eine Übersicht über die möglichen Einflüsse der Ameisen auf die Aphiden im Zusammenhang mit dem Koten bringen, wobei auf ins einzelne gehende Schilderungen meistens verzichtet werden mußte.

Auf die Entfaltung und Merkmalsbildung der Aphidina wirken außer Pflanzenspezifität drei wesentliche Faktorenkomplexe:

1. *Parasitismus an der Wirtspflanze*

Er veranlaßte Retardationen (Begriff s. Tembrock, 1968) und Unbeweglichkeit besonders bei den ökologischen Gruppen der Lokalbibitoren und der Gallbildner im weitesten Sinne (Kunkel 1966, 1967). Hiervon werden vor allem „ältere" Familien betroffen: Adelgiden, Phylloxeriden, Pemphigiden und Hormaphididen.

2. *Abwehr-Fluchtsysteme*

Die Aphiden sind andererseits Räubern und Parasiten ausgesetzt. Dagegen bilden vor allem die „jüngsten" Familien besondere morphologische und ethologische Einrichtungen, die z. B. die Beweglichkeit stark erhöhen. Diese Familien sind die Lachniden, Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen (Kunkel, 1972).

3. *Trophobiose*

Die oben diskutierten Merkmale zeigen, wie wesentliche Veränderungen unter Einfluß der Ameisen auftreten können. Sie lassen sich vor allem bei den Pemphigiden, Anoeciiden und Lachniden nachweisen.

Über Trophobiose läßt sich noch folgendes Grundsätzliche sagen:

1. Viele Arten der Aphiden treten niemals — auch nicht im Zwangsversuch — in Beziehung zu Ameisen.
2. Phylogenetisch gesehen muß die Trophobiose konvergent an verschiedenen Stellen des Aphidina-Systems entstanden sein.

3. Bis jetzt gibt es keinen Hinweis, daß jemals eine Trophobiose-Beziehung wieder aufgelöst worden ist.
4. Die Trophobiose ist in Stufen entwickelt, wobei ein breites Spektrum verschieden enger Bindung zwischen den Partnern zu registrieren ist.

Am engsten lebt eine Gruppe von Wurzelläusen mit den Ameisen zusammen. Eine große Gruppe von Aphiden mit nur schwacher Trophobiose-Neigung (Typ: *A. fabae)* steht auf der anderen Seite der Skala. Dazwischen befinden sich in einem weiten Feld einige z. T. oben namentlich genannte Aphiden, die in verschiedenen Stufen der Ameisenabhängigkeit stehen.

Nicht nur Linné (1767) sah in den Aphiden „hae vaccae", sondern auch heute versucht man Fernerstehenden die Trophobiose am einfachsten so zu beschreiben, daß „die" Blattläuse die Milchkühe „der" Ameisen seien. Wir finden eine gewisse Übereinstimmung mit bestimmten Regeln zur Domestikation unserer Haustiere:

1. Beide Partner eines Domestikationsverhältnisses sind weitaus übergend soziale Tiere und haben ein gewisses Kommunikationsvermögen zueinander. Die Aphiden werden zwar nicht in die Kategorie „sozial" eingestuft, müssen aber ganz entschieden als praesozial angesehen werden (Kunkel & Kloft i. Dr.). Antennen- und Hinterbeinbewegungen höherer Aphiden „passen" zur Antennenbewegung der Ameisen.
2. Das Verhalten wird bei einer Domestikation vorerst modifikatorisch verändert (Tembrock 1968). Dieser Fall tritt u. a. beim Kotverhalten ein, das sich, wenn die Ameisen ferngehalten werden, wieder auf ein ursprüngliches Verhalten einstellt. Hierzu gehört wahrscheinlich auch die „Anregung", mehr Nahrung aufzunehmen (Banks und Nixon 1958).
3. Unter Einfluß des „Halters" wird dem anderen Partner eine Reihe „natürlicher" Einflüsse entzogen. Nur auf den Halter bezogene neue Mutationen werden bevorzugt und begründen letzthin ein Abhängigkeitsverhältnis. Dies kann auch bei einem Teil der in Trophobiosebeziehung stehenden Aphiden nachgewiesen werden.
4. Doch auch Mutationen, die in der Domestikationsbeziehung wertneutral sind, können z. T. erhalten bleiben. Möglicherweise schwanken deshalb die Merkmale innerhalb einer Kolonie oder auch innerhalb von Populationen bei vielen Lachniden und Pemphigiden. Die Lachniden sind eine systematisch außerordentlich schwierige Gruppe. Es variieren Färbung, Sklerotisierungsgrad, Behaarung und relative Längen z. B. der Extremitäten. Deswegen werden auch heute noch Species eingezogen und neue beschrieben.

Diese Variation innerhalb einer Species kann allerdings von einem weiteren Faktor mitbeeinflußt sein. Bei den myrmecophilen Wurzelläusen fällt häufig die sexuelle Generation ganz aus; bei den Rindenlachniden zeigen die Sexuellen eine geringere Ausbreitungstendenz. Damit wird natürlich der Genfluß verhindert oder zumindest verlangsamt. Doch zeigt ein Vergleich mit benachbarten Gruppen, die keine Trophobiose eingehen und deren sexuelle Generation ebenfalls unterdrückt ist, ein Anwachsen der Merkmalsvariation im Zusammenleben mit Ameisen.

In dieser Übersicht stand die Kotabgabe im Mittelpunkt. Die Trophobiose hat aber auch noch andere Komponenten, die sich vor allem auf die Einbeziehung der Aphiden in den Nestbereich zurückführen lassen. Wahrscheinlich wird man auch hier auf domestikationsanaloge Erscheinungen stoßen.

Zusammenfassung

Wichtige morphologische Merkmale der Aphiden (Wachsdrüsen, Behaarung, Gestalt der Cauda und der Siphonen) werden unter Einfluß der Ameisen verändert. Einige ethologische Anpassungen an die Trophobiose können ebenfalls verzeichnet werden. Sie scheinen sich in verschiedenen Stufen eingestellt zu haben. Die Kotbereitschaft auf einen mechanischen Reiz hin erhöht sich je nach Grad der Beziehung zu den Ameisen immer mehr und nimmt dann einen Platz im Kontaktverhalten gegenüber dem Partner ein. Das Kotvorspiel wird reduziert. Diese Reduzierung hat primär mehr modifikatorische, sekundär z. T. genetische Komponenten. Die inter- und intraspezifischen Abwehrbewegungen der Aphiden werden zuerst akzeptiert und beruhigend beantwortet, spielen dann aber eine immer wichtigere Rolle im Kontaktverhalten zwischen beiden Partnern. Die konvergent an verschiedenen Stellen des Aphidensystems begonnene Trophobiose ist ein wichtiger Faktor in der Merkmalsbildung. Sie kann als ein domestikationsanaloger Vorgang aufgefaßt werden.

Summary

Defecation of Aphids (Aphidina, Hemiptera) influenced by Ants

Important morphological characteristics of the aphids (wax glands, pilosity, shape of cauda and siphuncles) are changed by the influence of ants. Some ethological adaptations to trophobiosis can also be recorded. Those seem to be developed in different steps. The readiness for defecation responsing a mechanical stimulus increases namely with the grade of relations to ants. At the end it gets a place within the contact behavior between the partners. The preliminaries before defecation are reduced. The reduction primarily has more modifiable, in further steps more innate components. The inter- and intraspecific repuls movements of the aphids are firstly accepted and responded with calming them. In the next steps they play increasingly an important role within the contact behaviour between the partners. The trophobiosis having started convergently at different places of the system of aphids is an important factor for the development of new characteristics. It can be understood as a procedure analogous domestication.

Literatur

Bänsch, R. (1964): Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutefangverhalten aphidivorer Coccinelliden, Chrysophiden und Syrphiden. Zool. Jb. Syst, 91, 271—340.

Banks, C. J. (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scap. Bull. ent. Res. 49, 701—714.

Banks, C. J., and H. L. Nixon (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the Bean Aphid, *Aphis fabae* Scop. J. exp. Biol. 35, 703—711.

Börner, C. (1952): Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas Mitteil. Thür. Bot. Ges. Beih. 3, pp. 484, Weimar.

Börner, C., und K. Heinze (1951): Aphidina — Aphidoidea. In: Sorauer Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5, 4. Lief., Homoptera II. Teil, pp. 402, Berlin und Hamburg.

Broadbent, L. (1951): Aphid excretion. Proc. R. Ent. Soc. London (A) 26, 97—103.

Darwin, C. (1872): The origin of species. 6th ed. John Murray London.

Gray, R. A. (1952): Composition of honeydew excreted by Pineapple Mealybugs. Science 115, 129—133.

Herzig, J. (1938): Ameisen und Blattläuse (Ein Beitrag zur Ökologie aphidophiler Ameisen). Z. ang. Ent. 24, 367—437.

Klingauf, F. (1967): Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen (Aphididae) bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. Z. angew. Ent. 60, 269—317.

Kloft, W. (1959): Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. Vortr. III. Int. Kongr. U. I. E. I. S., Paris 1957, Biol. Zbl. 78, 863—870.

— (1960): Die Trophobiose zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengeweben. Entomophaga 5, 43—54.

Kunkel, H. (1972): Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera). Bonn. zool. Beitr. 23, 161—178.

Kunkel, H., und W. Kloft (1973): Polymorphismus bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera). In: G. H. Schmidt, Soziale Insekten. Kastenbildung — Polymorphismus. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH i. Dr.

Linné, C. v. (1767): Systema naturae etc. Ed. XII, reformata. Holmiae. 1 pars 2, 733—739.

Mordvilko, A. K. (1907): Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. Biol. Zbl. 27, 212—224, 233—252.

Quednau, W. (1954): Monographie der mitteleuropäischen Callaphididae (Zierläuse) unter besonderer Berücksichtigung des ersten Jugendstadiums. I. Mitt. Biol. Zentralanstalt Land- u. Forstwirtschaft Berlin-Dahlem 78, 1—52.

Schmidt, H. (1952): Untersuchungen zur Trophobiose der Ameisen. I. Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden. Z. Morph. Ökol. Tiere 41, 223—246.

Schmutterer, H. (1952): Die Ökologie der Cocciden Frankens. Z. angew. Ent. 33, 369—420, u. 544—584; 34, 65—100.

Tembrock, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. 207 pp. Gustav Fischer, Jena.

Wellenstein, G. (1967): Zur Frage der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen. (*F. rufa*-Gruppe). Z. angew. Zool. 54, 139—166.

Wickler, W. (1968): Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. 256 pp. Kindlers Universitäts Bibliothek. München.

Zoebelein, G. (1956): Der Honigtau als Nahrung der Insekten. Z. angew. Ent. 38, 369—416 und 39, 129—167.

Zwölfer, H. (1958): Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea). Z. angew. Ent. 40, 182—221, 528—575, 42, 129—172, 43, 1—52.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hartwig Kunkel, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, BRD — 53 Bonn, An der Immenburg 1